ПАРАЗИТОЛОГИЯ, 32, 3, 1998

УДК 576.895.772 : 574.91

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ МАРШРУТНОЙ ОРИЕНТАЦИИ СЛЕПНЕЙ (TABANIDAE: HYBOMITRA) И ШМЕЛЕЙ (APIDAE: BOMBUS)

© В. П. Иванов

Приводятся результаты сравнительного экспериментального изучения в полевых условиях особенностей маршрутной ориентации 3 видов слепней рода *Hybomitra* и фуражиров шмелей *Bombus terrestris*. Стартовой площадкой для фуражиров служила гнездовая территория природной колонии шмелей и для *Hybomitra* — лабораторный садок, размещенный в летковом секторе этой территории после завершения фуражировочной активности фуражиров с окончанием жизненного цикла колонии.

Изучению маршрутной ориентации слепней в паразитологической литературе уделяется большое внимание в связи с разработкой биологически обоснованных комплексных мероприятий по снижению численности этих кровососущих двукрылых, способных наносить ущерб нормальной жизнедеятельности и здоровью человека и сельскохозяйственных животных. Практическая направленность этих исследований состоит в прогнозировании распространения слепней в природных биотопах при разлете с мест выплода. Для изучения маршрутных трасс обычно применяется метод визуального наблюдения с текстовым описанием траекторий полета (Андреев и др., 1957; Скуфьин, 1958, 1959; Schultse e. a., 1975; Sheppard, Wilson, 1976; Morgan, Lee, 1977; Sheppard e. a., 1980; Константинов, 1993) или проводятся количественные учеты помеченных особей, посетивших учетные участки в разные сроки после выпуска подопытных насекомых со стартовых площадок (Потапов, 1961; Купрессова и др., 1977; Beesley, Crowe, 1963; Bennett, Smith, 1968; Joyce, Hansons, 1968; Hansons, 1979).

В последние годы была предложена методика сравнительного изучения траекторий полета (Иванов, 1994), основанная на размещении стартовых площадок для подопытных насекомых на достаточно обширной ровной поверхности, например на озере с площадью водного зеркала около 1 км². Такое размещение стартовых площадок создает благоприятные условия для визуального наблюдения траекторий полета вследствие относительно высокой световой контрастности наблюдаемого объекта и фона (света небосвода) и позволяет минимизировать численность наземных ориентиров, которые могут использоваться подопытными особями для прокладывания маршрутной трассы. Как показали результаты, полученные с применением этой методики (Иванов, 1994), на таких стартовых станциях наблюдалось фиксированное и небольшое количество предпочитаемых подопытными слепнями рода *Hybomitra* маршрутных трасс. Маршрутные трассы слепней не обнаруживали корреляции с суточными изменениями местоположения солнечного диска, т. е. не связаны с астронавигацией. Большинство подопытных особей прокладывали маршрутную трассу к ближним участкам береговой линии, что указывает на существование функциональных механизмов ориентационной маршрутной программы, позволяющих слепням визуально оценивать расстояние до предпочитаемых наземных биотопов.

В данной работе была предпринята попытка сравнительного изучения особенностей маршрутных трасс шмелей *Bombus terrestris* и слепней рода *Hybomitra*, демонстрируемых в аналогичных условиях зрительной маршрутной ориентации. Стартовой площадкой для фуражиров колонии *B. terrestris* служил леток природного родительского гнезда и для *Hybomitra* — лабораторный садок, размещенный в летковом секторе этого гнезда после окончания жизненного цикла колонии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа была выполнена на стационаре Зоологического ин-та РАН в д. Аннинское (Псковская обл., Себежский р-н) в июле и первой декаде августа. Объектами исследования были слепни *Hybomitra bimaculata*, *H. nitidifrons* и *H. muchlfeldi* и фуражиры колонии шмелей *Bombus terrestris*.

В первой части работы изучали особенности фуражировочных маршрутных трасс, прокладываемых на учетном участке фуражирами *B. terrestris*. Длительность учетных периодов составляла от 40 до 110 мин, суммарная численность зарегистрированных в учетные периоды маршрутных трасс фуражиров была около 900. Такая большая длительность учетных периодов и высокая численность зарегистрированных маршрутных трасс связаны с тем, что эти исследования были одновременно частью работы (Иванов, 1996а) по изучению особенностей пространственной ориентации фуражиров *B. terrestris* на гнездовой территории. По условиям этой работы для корректной статистической обработки полученных результатов требовалось учитывать в каждом учетном периоде не менее 25 маршрутных трасс. В учетных бланках отмечали сроки стартовой активности фуражиров, направление траектории полета относительно наземных топографических ориентиров и угол наклона траектории к горизонтальной плоскости. Углы наклона оценивали визуальным сопоставлением с угломером и измерительными рейками, размещенными вблизи стартовой площадки.

Для регистрации особенностей маршрутных трасс пользовались методом графического изображения траекторий полета на учетных бланках, которые представляли собой топографическую схему учетного участка (рис. 1). Учетным участком была поляна в среднем около 120 м длины и 80 м ширины, расположенная в пейзажном заросшем парке старинной усадьбы и окаймленная по периметру зарослями древесной растительности с доминированием лиственных пород (липа, ива, дуб, ясень, береза, осина и др.).

Наблюдатель, проводивший учет, находился в 5—10 м от стартовой площадки. Присутствие наблюдателя вблизи стартовой площадки не оказывало заметного влияния на поведение колонии *B. terrestris* и было зарегистрировано лишь несколько подлетов фуражиров к наблюдательному посту. Численность таких подлетов составляла меньше 1 % от общей численности маршрутных трасс, зарегистрированных в учетных периодах.

Чтобы количественно охарактеризовать высоту древесной растительности, были сделаны фотоснимки нескольких ее типичных участков вместе с измерительной рейкой 6 м высоты и со стартовой площадки с высоты 1.7 м была сфотографирована на фотопленку круговая панорама учетного участка.

В протоколах учетов указывали температуру и влажность воздуха по данным метеопункта Аннинского стационара ЗИНа РАН, направление и скорость ветра по метеосводкам местной метеостанции и характер облачности, оценивавшийся визуально.

Целью второй части работы ставилось изучение особенностей маршрутных трасс, прокладываемых слепнями со стартовой площадки, размещенной в летковом секторе гнездовой колонии *B. terrestris* после окончания ее жизненного цикла. Слепни отлавливались на естественном прокормителе: на телке, содержавшейся на индивидуальном выпасе. Отлавливались самки с текущей мотивацией поиска на наружных покровах прокормителя предпочитаемых участков для кровососания. С началом

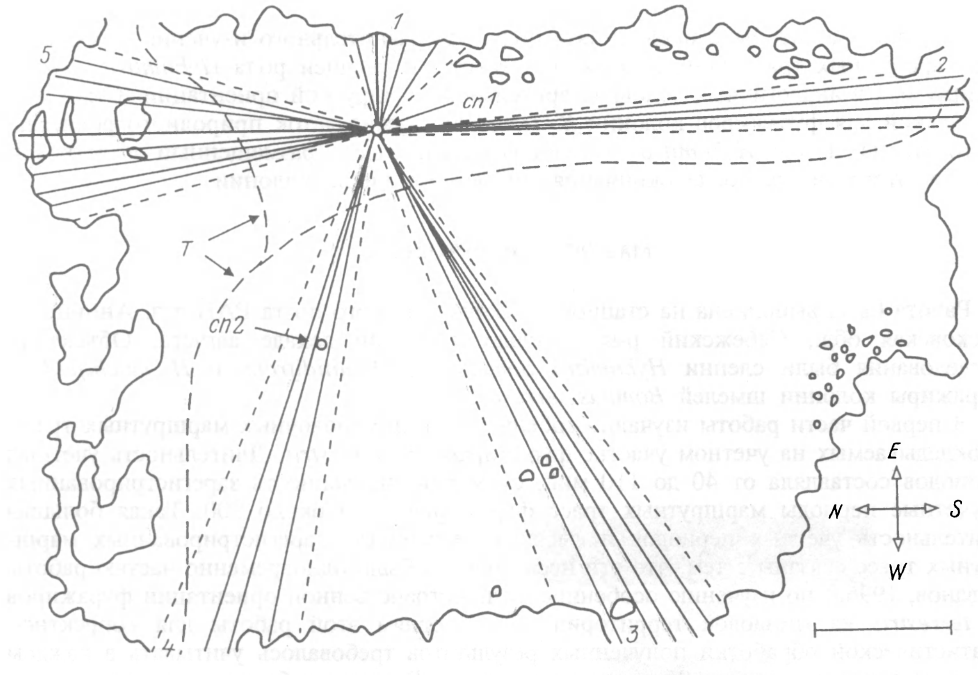

Рис. 1. Топографическая схема учетного участка — поляны, окаймленной высокоствольной древесной растительностью (линейный масштаб 20 м).

сп1 — гнездовая территория колонии шмелей *Bombus terrestris*, служившая для фуражиров *B. terrestris* и подопытных слепней рода *Hybomitra* стартовой площадкой; *сп2* — стартовая площадка (гнездовая территория) второй колонии *B. terrestris*; *T* — тропа; прямые линии — типичные маршрутные трассы фуражиров *B. terrestris*; штриховые линии — секторы (*1*—*5*) учетного участка, в которых фуражиры *B. terrestris* и слепни рода *Hybomitra* прокладывали маршрутные трассы к восточной (*1*), южной (*2*), западной (*3*, *4*) и северной (*5*) его границам. Высота древесной растительности на восточной границе учетного участка — 20—25 м, южной — 18—23, западной — 8—19 и на северной 9—14 м.

Fig. 1. The topographic plane of the record field (scale 20 m).

интенсивного суточного лёта этим способом в течение 1 ч удавалось собрать до 300 особей. Отловленные слепни содержались в энтомологических садках, представляющих собой проволочный цилиндрический каркас 40 см высоты и 30 см в диаметре, обтянутый мельничным газом и имеющий в нижней части ловчий конус. В садок помещали по 100—150 особей. Садки размещали в полутемном помещении с естественной длиной дня и температурой 16—18 °С и периодически через 2—3 ч опрыскивали водой для поддержания уровня влажности, необходимого для выживания отловленных слепней. Было показано (Иванов, 1994), что при таких условиях отлова и последующего лабораторного содержания слепни на стартовой площадке сохраняли удовлетворительную летную активность, не проявляли сильного питьевого побуждения, но в предстартовый период мотивация нападения на естественных прокормителей была почти полностью заторможенной.

Перед выполнением учета 25 особей переносили стеклянной пробиркой (диаметр 30 мм) из энтомологического садка в фанерный наблюдательный садок емкостью 1700—2500 см^3, имеющий верхнюю прозрачную плексигласовую стенку с круглым отверстием (диаметр 32 мм), закрывающимся поворотной заслонкой. Затем верхнюю стенку садка закрывали светозащитной шторкой и садок транспортировали на учетную станцию. Продолжительность пребывания слепней в садке, закрытом светозащитной шторкой, составляла 20 мин. С окончанием этого периода шторку удаляли и через 5 мин световой адаптации открывали входное отверстие в верхней стенке садка.

Длительность учетных периодов была 30 мин, суммарная численность подопытных слепней составляла 75 особей. Эксперименты проводили при благоприятных для лёта слепней погодных условиях (t 17—22°, ветер 0—2 м/с, облачность 0—10 %). В учетных бланках, которые представляли собой топографическую схему учетного участка, указывали сроки стартовой активности и особенности маршрутной траектории подопытных особей, а также наиболее важные метеорологические данные.

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ

Известно, что слепни предпочитают для прокладывания маршрутных трасс обширные открытые пространства, летая над лугами, полянами, над кронами кустарниковой и древесной растительности, вдоль опушек, над дорогами и т. п. (Олсуфьев, 1937; Скуфьин, 1958, 1959; Виолович, 1968). Нередко слепни посещают материковые водоемы (реки, ручьи, озера, пруды и др.), прокладывая маршрутные трассы над водным зеркалом вдоль береговой линии или направляясь к противоположному берегу. Предпочитаемая высота полета над поверхностью почвы на горизонтальных участках трассы составляет обычно от 1.5 до 2.5 м и при полетах над кронами высокоствольной древесной растительности может достигать 25 м и более. Полеты над сравнительно протяженной (15 м и больше) водной поверхностью нередко выполняются на высоте 0.2—0.5 м (Иванов, 1994).

Сходные предпочтения в прокладывании маршрутных трасс характерны и для фуражиров шмелей. Но имеются и определенные особенности в маршрутной ориентации шмелей, связанные, как и у других гнездовых насекомых, с необходимостью запоминания фуражирами маршрутов, прокладываемых от гнездовой территории к индивидуальным фуражировочным участкам (Иванов, 1990, 1996а, 1996в).

Предмаршрутный поведенческий репертуар, демонстрируемый *B. terrestris* на стартовой площадке. Одна из характерных особенностей эусоциальных жалящих перепончатокрылых, к которым относятся общественные шмели, пчелы и осы, состоит в выполнении на гнездовой территории фуражирами, впервые отправляющимися на фуражировку, ориентационного полета. Траектория ориентационного полета имеет вид серии характерных витков, особым образом ориентированных относительно вертикали. Этот полет имеет большое адаптивное значение, поскольку во время его выполнения фуражиры запоминают зрительные ориентиры гнездовой территории и летка, что служит необходимым условием для успешного возвращения с индивидуального фуражировочного участка в родительское гнездо. Кроме того, во время выполнения ориентационного полета происходит избирание направления первого отрезка фуражировочной маршрутной трассы, прокладываемой фуражиром к индивидуальному фуражировочному участку, находящемуся обычно на расстоянии до 1 км и больше от гнездовой территории. При последующих фуражировочных полетах фуражиры могут демонстрировать упрощенный вариант ориентационного полета, который состоит из небольшого (от 1 до 3—4) числа ориентационных витков. Эти ориентационные витки выполняются перед фуражировочным полетом, как правило, фуражирами, недавно начавшими фуражировать, либо после более или менее длительного перерыва в фуражировочных полетах, вызванного, например, неблагоприятными для летной активности погодными условиями.

Предмаршрутный поведенческий репертуар, демонстрируемый видами рода *Hybomitra* на стартовой площадке. При благоприятных для лёта слепней метеорологических условиях подопытные особи покидали стартовую площадку, отправляясь в маршрутный полет, с интервалами от нескольких секунд до 2.5 мин (со средним интервалом 1.2 мин) и к концу учетного периода продолжительностью 30 мин из 25 подопытных слепней на стартовой площадке оставалось от 2 до 7 особей. Наиболее активные особи начинали покидать стартовую площадку

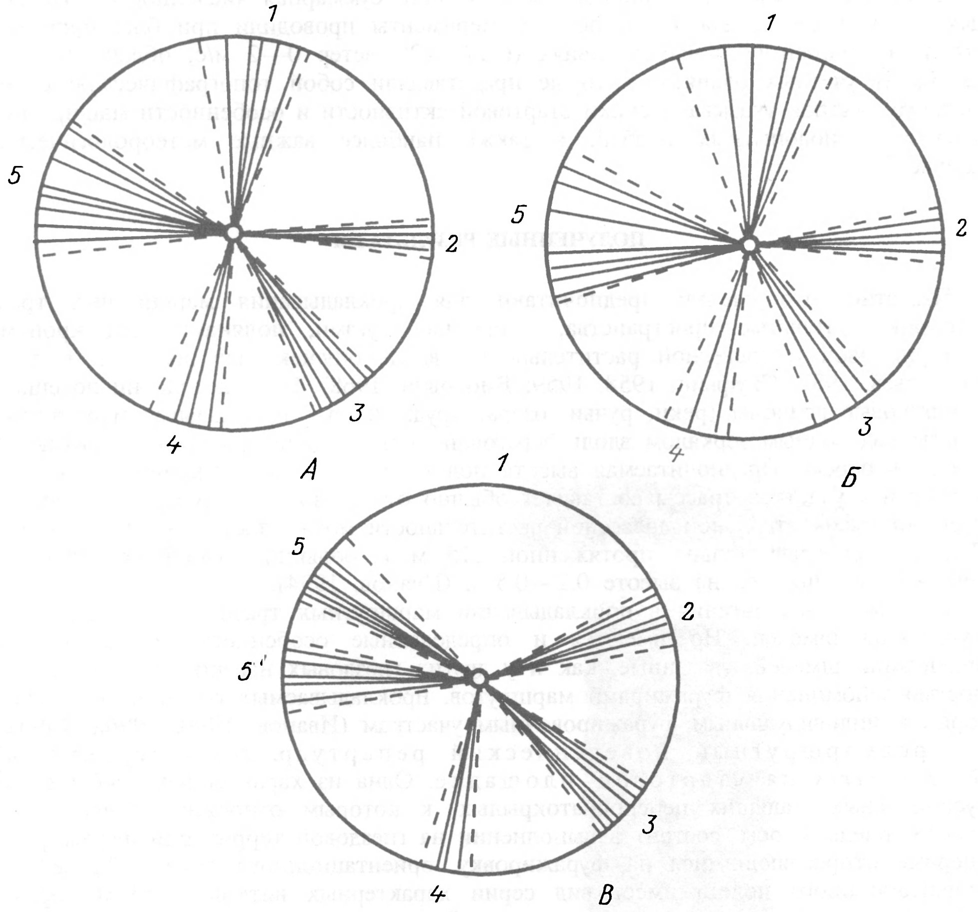

Рис. 2. Схематическое изображение типичных маршрутных трасс фуражиров *Bombus terrestris* (*А*) и слепней рода *Hybomitra* (*Б*). *В* — маршрутные трассы фуражиров второй колонии *B. terrestris*, устроившей гнездо (*сп2* на рис. 1) на учетном участке.

1—5, 5' — секторы учетного участка, в которых зарегистрировано больше 95 % маршрутных трасс *B. terrestris* и подопытных особей рода *Hybomitra*. Секторы *1—5* соответствуют секторам, показанным штриховыми линиями на рис. 1.

Fig. 2. The scheme of the flight trajectories of the first colony (*cn1* in fig. 1) *Bombus terrestris* (*A*), *Hybomitra* (*Б*) and *B. terrestris* (*B*) of the second (*cn2* in fig. 1) breeding colony.

через несколько секунд после открывания экспериментатором входного отверстия садка. У слепней, не покинувших стартовую площадку до окончания учетного периода, не было отмечено каких-либо отклонений от нормы в поведенческих реакциях.

Во время пребывания на стартовой площадке слепни демонстрировали поведенческий репертуар, состоящий из последовательности нескольких поведенческих актов, среди которых основную долю предполетного бюджета времени составляли периоды полной моторной иммобилизации (пассивного отдыха), чередующиеся с периодами чистки тела и короткими побежками. Некоторые слепни после взлета со стартовой площадки перед началом прокладывания маршрутной трассы выполняли от 1 до 3 витков, имеющих диаметр 0.6—2 м.

Особенности маршрутной ориентации *B. terrestris* и видов рода *Hybomitra.* На рис. 1 схематически представлены типичные маршрутные трассы, прокладывавшиеся на учетном участке фуражирами гнездовой колонии *B. terrestris*. Гнездовая территория этой колонии шмелей находилась в 15 м от восточной и 55 м от северной границы учетного участка. Фуражиры прокладывали маршрутные трассы по ближнему пути к 5 пунктам, находившимся на восточной (*1*), южной (*2*), западной (*3*, *4*) и северной (*5*) границах учетного участка (рис. 1). Расстояние от стартовой площадки (*сп1* на рис. 1) до границы учетного участка в пунктах *1*—*5* было 15 м — п. *1*, 85 — п. *2*, 90 — п. *3*, 80 — п. *4* и 55 м — п. *5*. Фуражиры, направлявшиеся в восточном и северном направлениях, прокладывали трассу к верхней границе крон древесной растительности, которая на восточной стороне поляны имела высоту 20—25 и на северной — от 9 до 14 м. Фуражиры, следовавшие в южном направлении, направлялись к средней части крон разреженной высокоствольной древесной растительности. В кронах этого древостоя имелось много пролетных окон между ветвями, через которые были видны участки небосвода. Фуражиры, прокладывавшие маршрутную трассу к западной границе учетного участка, направлялись к двум зонам древесной растительности, где ее высота была наименьшей. Высота древесной растительности на южной границе учетного участка составляла 18—23 и на западной — 8—19 м.

Слепни рода *Hybomitra*, выпускавшиеся со стартовой площадки, размещенной на гнездовой территории колонии *B. terrestris* после завершения ее фуражировочной активности, прокладывали на учетном участке маршрутные трассы, аналогичные маршрутам фуражиров *B. terrestris* (рис. 2, *А*, *Б*). Сходными были как направления маршрутных трасс, так и траектории полета. Схематическое изображение типичных траекторий, демонстрировавшихся на учетном участке фуражирами *B. terrestris* и подопытными слепнями рода *Hybomitra*, приведено на рис. 3. Маршрутные траектории имели вид плавно изогнутых линий с более или менее большими прямолинейными участками. Отклонения формы траектории от прямолинейной наблюдались как в горизонтальной, так и вертикальной плоскостях и представляли собой, по-видимому, элементы корректирования маршрутной трассы, предопределяемые изменением при движении топографической стимульной ситуации. Как известно

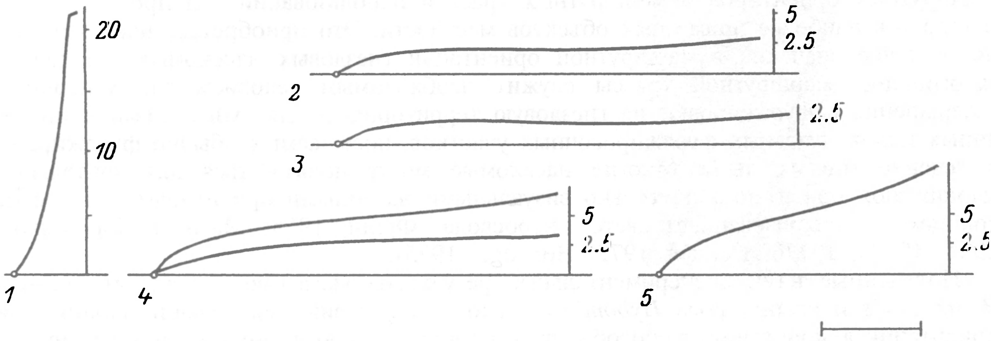

Рис. 3. Схематическое изображение типичных траекторий маршрутных трасс, прокладывавшихся фуражирами *Bombus terrestris* и видами рода *Hybomitra* в восточном (*1*), южном (*2*), западном (*3*, *4*) и северном (*5*) секторах учетного участка (секторы *1*—*5* на рис. 1). Вертикальной линией обозначена граница учетного участка в секторах *1*—*5*. Горизонтальный линейный масштаб 20 м.

Fig. 3. The scheme of the flight trajectories *Bombus terrestris* and the species of the g. *Hybomitra*, demonstrated to the east (*1*), south (*2*), west (*3*, *4*) and north (*5*) sectors of record field. The vertical lines show the borders of record field in sectors *1*—*5* (*1*—*5* on fig. 1). The scale 20 m.

(Хайнд, 1975; Мак-Фарленд, 1988), в ориентации главной оси тела животного в пространстве во время движения участвуют разнообразные корректирующие функциональные механизмы. Эти корректирующие механизмы предназначены для контролирования действия внешних факторов (например, действие ветровых потоков, изменение стимульной ситуации), которые могут оказывать влияние на траекторию движения.

ОБСУЖДЕНИЕ

Современные представления о функциональных механизмах маршрутной ориентации основаны на концепции кинезов и таксисов (Fraenkel, Gunn, 1940; Мазохин-Поршняков, 1965, 1977а, 1977б; Хайнд, 1975; Мак-Фарленд, 1988). В зависимости от способа ориентации относительно источника стимуляции, или алгоритма таксической ориентации, таксисы разделяют на клинотаксисы, тропотаксисы, телотаксисы и менотаксисы. Таксисы являются функциональными механизмами, направленными на ориентацию главной оси тела животного относительно какого-либо объекта-ориентира.

Существующие представления о кинезах и таксисах сформировались на основе главным образом лабораторных наблюдений и экспериментов. Применение этой классификации в этологических исследованиях ввиду отсутствия легко обнаруживаемых признаков, позволяющих различать некоторые таксисы (например, тропотаксисы и телотаксисы), ограничено прежде всего наиболее простыми реакциями пространственной ориентации, когда ориентация определяется одним или несколькими однородными стимулами-ориентирами и не усложнена другими поведенческими программами. Ориентация животного часто может быть результатом сочетания не только нескольких кинезов и таксисов, но и определяться многоплановым комплексом разнообразных экзогенных и эндогенных факторов, среди которых к наиболее важным можно отнести конкретную стимульную ситуацию и мотивационный статус особи. Например, на траекторию пищевого поискового полета могут оказывать влияние зрительные, ольфакторные, анемотаксические, агонистические и идеотетические ориентационные механизмы (Хайнд, 1975; Мак-Фарленд, 1988).

Одна из важных особенностей маршрутной ориентации состоит в запоминании маршрутных ориентиров и маршрутных трасс и использовании для прокладывания маршрутов наиболее приметных объектов местности. Это приобретает исключительно большое значение в маршрутной ориентации гнездовых насекомых, поскольку запоминание маршрутной трассы служит необходимым условием для успешного возвращения с фуражировки на гнездовую территорию и для существования постоянных индивидуальных фуражировочных участков, посещаемых обычно фуражирами в течение многих дней. Многие насекомые могут пользоваться для зрительной маршрутной ориентации не только визуальными наземными ориентирами, но также солнцем и поляризованным светом небосвода (Фриш, 1955; Мазохин-Поршняков, 1965, 1977а, 1977б; Dethier, 1972; Horridge, 1975).

Полученные нами экспериментальные результаты указывают на то, что шмели *B. terrestris* и слепни рода *Hybomitra* в сходных условиях зрительной маршрутной ориентации демонстрируют способность к прокладыванию на местности аналогичных маршрутных трасс. К предпочитаемым шмелями и слепнями зрительным маршрутным ориентирам можно отнести наиболее низкие участки верхней границы крон зарослей высокоствольной древесной растительности, окаймляющей поляну на восточной, западной и северной границах, и зону разреженной древесной растительности, находящейся на южной стороне поляны (рис. 1—3). Верхняя граница крон и пролетные окна в кронах могут служить хорошими признаками достаточно обширного свободного пространства, которое является необходимой предпосылкой для беспрепятственного прокладывания маршрута. Прокладывание насекомыми маршрутов по ближнему пути к зонам древесной растительности, где ее высота наименьшая, либо имеются пролетные окна в кронах, обеспечивает минимизацию высоты маршрутной трассы, создавая условия для уменьшения маршрутных затрат времени и энергии.

Предпочитание каждой конкретной особью *B. terrestris* и видов рода *Hybomitra* какого-либо одного из 5 (п. *1—5* на рис. 1; 2, *А*, *Б*) альтернативных направлений маршрутных трасс, прокладывавшихся ими со стартовой площадки, по-видимому, связано с особенностями расположения зрительных маршрутных ориентиров в поле зрения насекомых в период избирания ими направления маршрута. Такое объяснение косвенно подтверждается данными, полученными на другой гнездовой колонии *B. terrestris*, устроившей гнездо в 45 м от восточной и 20 м — от северной границы учетного участка (*cn2* на рис. 1). Фуражиры этой колонии избегали прокладывать маршруты в восточном направлении, которые были бы связаны с набиранием высоты до 20—25 м, т. е. с дополнительными затратами времени и энергии. Некоторые из них следовали к северной границе учетного участка, направляясь к ней по ближнему пути (п. *5'* на рис. 2, *В*). Остальные фуражиры прокладывали маршрутные трассы к тем же пунктам (п. *2—5* на рис. 2, *В*) северной, южной и западной границ учетного участка, которые предпочитались фуражирами гнездовой колонии *B. terrestris*, устроившей гнездо ближе к его восточной границе.

Имеются веские основания полагать, что избирание направления маршрута может происходить в период выполнения насекомыми предмаршрутных виражей, нередко демонстрируемых сразу после взлета и непосредственно предшествующих прокладыванию маршрутной трассы. Траектории этих виражей, как правило, имеют вид полувитка, витка или многовитковой (обычно 2—3 витка) спирали.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В сравнительном исследовании маршрутной ориентации слепней рода *Hybomitra* и шмелей *B. terrestris* нами была применена модификация методики, предложенной в последние годы (Иванов, 1994) для изучения особенностей траекторий маршрутных трасс насекомых. Применение этой методики создает благоприятные условия для наблюдения траекторий полета и позволяет избежать многих затруднений, характерных для полевых исследований маршрутной ориентации насекомых, способных к полетам на сравнительно большие (до 1 км и больше) расстояния.

Полученные результаты указывают на существование у фуражиров *B. terrestris* и слепней рода *Hybomitra* общих функциональных механизмов, лежащих в основе их зрительной маршрутной ориентации, и позволяют предполагать наличие у этих насекомых специальных функциональных механизмов маршрутной ориентационной программы, предназначенных для оптимизации высоты маршрутной трассы и создающих предпосылки для уменьшения маршрутных затрат времени и энергии.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований.

Список литературы

Андреев К. П., Жукова Л. И., Анищенко А. К. Материалы о паразитировании на лошадях слепней и других компонентов гнуса // Тр. ВНИИВС. 1957. Т. 7, № 11. С. 221—235.

Виолович Н. А. Слепни Сибири. Новосибирск: Наука, 1968.

(Иванов В. П.) Ivanov V. P. Behavioral features and communication in social wasps (Vespidae, Hymenoptera) // Sensory systems and communication in Arthropods. Birkhauser Verlag. Basel—Boston—Berlin, 1990. P. 149—153.

Иванов В. П. Экспериментальное исследование маршрутной ориентации слепней Hybomitra (Diptera, Tabanidae) в полевых условиях // Паразитология. 1994. Т. 28, вып. 5. С. 364—372.

(Иванов В. П.) Ivanov V. P. Orientation behaviour of bumblebees Bombus sp. (Bombinae, Hymenoptera) on the nest territory // Abstr. IV Intern. Colloquium on Social Insects. St. Petersburg, 1996a. P. 23.

(Иванов В. П.) Ivanov V. P. Orientation behaviour of social wasps Vespula vulgaris (Vespinae, Hymenoptera) on the nest territory // Abstr. IV Intern. Colloquium on Social Insects. St. Petersburg, 1996b. P. 24.

Константинов С. А. Дистанция нападения, дальность и характер суточного разлета слепней рода Hybomitra (Diptera, Tabanidae) // Паразитология. 1993. Т. 27, вып. 5. С. 419—426.

Купрессова В. Б., Савельева И. М., Шевякова Е. С., Ершов В. И. Некоторые особенности поведения слепней при поиске объектов питания // Этология насекомых и клещей. Томск, 1977. С. 76—86.

Мазохин-Поршняков Г. А. Зрение насекомых. М.: Наука, 1965.

Мазохин-Поршняков Г. А. Фоторецепция // Руководство по физиологии органов чувств насекомых. Изд-во МГУ, 1977а. С. 142—197.

Мазохин-Поршняков Г. А. Механизмы пространственной ориентации // Руководство по физиологии органов чувств насекомых. Изд-во МГУ, 1977б. С. 207—218.

Мак-Фарленд Д. Поведение животных. М.: Мир, 1988.

Олсуфьев Н. Г. Слепни (Tabanidae) // Фауна СССР. 1937. Т. 7, вып. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР.

Потапов А. А. К методике определения численности слепней и дальности их полета // Мед. паразитол. 1961. Т. 50, вып. 1. С. 51—55.

Скуфьин К. В. Экология нападения слепней на добычу // Тр. Воронеж. ун-та. 1958. Т. 45, вып. 1. С. 55—64.

Скуфьин К. В. Фенология, сезонная и суточная динамика лета слепней (Tabanidae) // Вопросы экологии. Т. 3. Киев, 1959. С. 54—63.

Фриш К. Пчелы, их зрение, обоняние, вкус и язык. М., 1955.

Хайнд Р. Поведение животных. М.: Мир, 1975.

Beesley W. N., Crowe W. The bionomics of *Chrysops silacea* Austen. II. The biting rhythm and dispersal in rain forests // Ann. Trop. Med. Parasitol. 1963. Vol. 57, N 2. P. 191—203.

Bennett G. F., Smith S. M. Phosphorus for marking Tabanidae (Diptera) // Mosq. News. 1968. Vol. 28, N 4. P. 559—569.

Dethier V. G. The physiology of insect senses. 2ed. Methuen. London; N. Y., 1972.

Fraenkel G. S., Gunn D. L. The orientation of animals. Oxford: Clarendon Press, 1940.

Joyce J. M. Jr., Hansons B. J. The influence of weather on the activity and behavior of Greenhead Flies, Tabanus nigrovittatus Macquart and Tabanus lincola Fabricius // J. Entomol. Soc. 1968. Vol. 76, N 2. P. 72—80.

Hansons B. J. Review: Tabanidae of the East Coast as an economic problem // J. N. Y. Entomol. Soc. 1979. Vol. 87, N 4. P. 312—318.

Horridge G. A. (Ed.). The compound eye and vision of insects. Oxford: Clarendon Press, 1975.

Morgan N. C., Lee R. P. Vegetative barriers influence flight direction of saltmarsh greenheads // Mosq. News. 1977. Vol. 37, N 2. P. 263—267.

Schultse T. L., Hansons E. J., Trout J. R. Some environmental factors affecting the daily and seasonal movements of the saltmarsh greenhead, *Tabanus nigrovittatus* // Environ. Entomol. 1975. Vol. 4, N 5. P. 965—971.

Sheppard P. S., Wilson B. H. Flight range of Tabanidae in the Lousiana bottomland hardwood forest // Environ. Entomol. 1976. Vol. 5, N 4. P. 752—754.

Sheppard P. S., Wilson B. H., Farthing B. R. Flight routes of Tabanidae in the Lousiana bottomland hard wood forests // Environ. Entomol. 1980. Vol. 9, N 5. P. 489—491.

ЗИН РАН, Санкт-Петербург, 199034

Поступила 20.11.1997

THE COMPARATIVE STUDY OF FLIGHT ROUTES OF THE HORSEFLIES (TABANIDAE: HYBOMITRA) AND BUMBLEBEES (APIDAE: BOMBUS)

V. P. Ivanov

Key words: Tabanidae, *Hybomitra*, Apidae, *Bombus*, behavior, flight routes.

SUMMARY

Foragers of the bumblebee *Bombus terrestris* and horseflies of the genus *Hybomitra* flew out of the start point disposed on the nest territory of the natural breeding colony of *B. terrestris*. The colony had the nest territory in the forest meadow, which was about 120 m in length and 80 m in width. Both bumblebees and horseflies demonstrated the flight trajectories to 5 areas situated at the border of the meadow. These areas were situated to the east (a. *1*), south (a. *2*), west (a. *3*, *4*) and north (a. *5*) of the start point. The main characteristics of preferable routes to these areas were the gaps in three crowns or the lowest height of upper border line of crowns. The obtained results show that there is a similar functional mechanism of topographical visual flight orientation in insects examined.